

ISSN 0753-4973

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY





July-October 1989

Volume 8, N° 2



International Society for the Study and Conservation of Amphibians
(International Society of Batrachology)

SEAT

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France.

BOARD FOR 1989

President : Raymond F. LAURENT (Tucumán, Argentina).
General Secretary : Alain DUBOIS (Paris, France).
Treasurer : Dominique PAYEN (Paris, France).
Assistant Secretary for Europe : Olivier BEHRA (Paris, France).
Assistant Treasurer for Europe : Annemarie OHLER (Paris, France).
Other members of the Board : James P. BOGART (Guelph, Canada) ; Jean-Louis FISCHER (Paris, France) ; David M. GREEN (Montreal, Canada) ; Pierre JOLY (Lyon, France) ; James I. MENZIES (Boroko, Papua New Guinea) ; Manuel POLLS PELAZ (Barcelona, Spain) ; Richard WASSERSUG (Halifax, Canada).

TARIFFS 1989

	Subscription to			
	ISSCA	*Circalytes*	*Alytes*	Total
Individuals				
ISSCA direct members	50 FF	50 FF	130 FF	230 FF
ISSCA group or section members*	15 FF	50 FF	130 FF	195 FF
Non-members	–	–	150 FF	150 FF
Institutions				
ISSCA direct members	100 FF	100 FF	260 FF	460 FF
ISSCA group or section members*	30 FF	100 FF	260 FF	390 FF
Non-members	–	–	300 FF	300 FF

* Members through a group or section of the ISSCA (Société Batrachologique de France ; Société Lémanique de Batrachologie ; Working Group on Oriental Amphibians).

MODES OF PAYMENT

– In French Francs, by cheques payable to "ISSCA", sent to our Treasurer (address above).
– In French Francs, by direct postal transfer to our postal account : "ISSCA", Nr. 1 398 91 L, Paris.
– In French Francs, by direct bank transfer to our bank account : "ISSCA", Nr. 10207-00014-04014048104-97, BICS Paris-Monge.
– In U.S. Dollars : please write to our General Secretary (address above) for further information.

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

July-October 1989 **Volume 8, N° 2**

Alytes, 1989-1990, 8 (2): 25-40.

Description d'une nouvelle espèce du genre *Aubria* Boulenger, 1917 (Amphibiens, Anoures) et redescription du type d'*Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856)

Annemarie OHLER* & KAZADI Mpetemba°

* Muséum national d'Histoire naturelle,
Laboratoire des Reptiles et Amphibiens,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

° Universiteit Antwerpen,
Rijksuniversitair Centrum Antwerpen,
Laboratorium Algemene Dierkunde,
Groenenborgerlaan 171, 2020 Antwerpen, Belgique



The morphometric study of various specimens of the genus *Aubria* from different localities, including the holotype of *Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856) and an important series from Zaïre, leads us to the description of a new species of this genus, until now considered monospecific. As the original description of the holotype of *Aubria subsigillata* is rather uncomplete, a new description of this specimen is given here in order to allow comparisons. Ecological and biogeographic data of the studied specimens and of specimens cited in the literature are discussed.

La grenouille *Rana subsigillata* fut décrite par Auguste DUMÉRIL en 1856 sur la base d'un unique spécimen rapporté du Gabon par Charles-Eugène AUBRY-LECOMTE. Cette espèce fut isolée par BOULENGER (1917: 560, note infrapaginale 2) dans son nouveau sous-genre *Aubria*. BOULENGER (1917, 1918) rapprochait celui-ci du sous-genre *Pyxicephalus*, dont il se distingue par l'omosternum fourchu à la base et les métatarsiens externes séparés distalement. La proche parenté de *Pyxicephalus* par rapport à *Aubria* a été confirmée par les études ostéologiques menées par PROCTER (1919), où ont été pris en considération divers groupes de Ranidae africains et asiatiques. *Aubria* été élevé (sans commentaire) au rang de genre par LAURENT (1953), qui a été suivi par la plupart des auteurs ultérieurs. A la suite d'une analyse phylogénétique s'appuyant sur des caractères ostéologiques et en donnant de nouvelles interprétations de la direction évolutive de certains morphoclines, CLARKE (1981) n'a pu

trouver aucun caractère dérivé propre au genre *Aubria*. Ce genre pourrait être le taxon-frère de *Pyxicephalus* ou même lui être congénérique. Ces deux genres constituent au sein des Raninae la tribu des Pyxicephalini définie par DUBOIS (1987).

Jusqu'à présent le genre *Aubria* a toujours été considéré monospécifique. L'espèce *Aubria subsigillata* a été citée de différentes localités d'Afrique occidentale et équatoriale (fig. 1): ainsi DE WITTE (1930) donne plusieurs localités du Congo Belge; PARKER (1936 a) l'a signalée au Libéria et il a mentionné (PARKER, 1936 b) un individu juvénile de Nko (Cameroun) qui pourrait appartenir à cette espèce. Celle-ci a été trouvée par ROMER (1953) dans les environs de Port Harcourt (Nigéria) et par SCHIØTZ (1963) dans plusieurs autres localités du Nigéria. En 1964, *Aubria subsigillata* figure dans une liste d'Amphibiens récoltés au Ghana (SCHIØTZ, 1964). PERRET (1966) a donné des localités du centre du Zaïre et du sud du Cameroun.

La description détaillée des adultes ne figure pas dans le travail original de DUMÉRIL et n'a jamais été faite. Chez certains des spécimens étudiés, PARKER (1936 a) a signalé des glandes sous les fémurs et à la base des avant-bras, tandis que d'autres auteurs n'ont pas pu observer ces glandes (PERRET, 1966). Il est remarquable qu'aucun caractère sexuel secondaire mâle ou femelle n'ait été signalé jusqu'à présent chez cette espèce (absence d'ouvertures de sacs vocaux et de callosités nuptiales chez les mâles notamment). La taille des œufs est petite et correspond à celle de *Bufo* (PERRET, 1966). SCHIØTZ (1963) a publié une description de la morphologie de la larve et donné sa formule dentaire.

Aubria subsigillata est une espèce forestière, nocturne, qui reste enfouie le jour (PERRET, 1966). Les mâles chantent dans des marécages, flottant à la surface dans des zones assez profondes. SCHIØTZ, en travaillant de nuit, a identifié le chant qu'elle émet: un "cri sourd comme un coup de timbale" (PERRET, 1966). Les larves se réunissent en groupes ("schools") de la taille et de la forme d'un ballon de football, et gardent ce comportement même en aquarium (SCHIØTZ, 1963).

La comparaison du matériel collecté par KAZADI à la Station d'Ecologie Tropicale de Masako (Zaïre), matériel déjà signalé sous le nom d'*Aubria subsigillata* par KAZADI & GEVAERTS (1986), avec les spécimens des collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et du British Museum de Londres nous a amenés à reconsidérer la monospécificité du genre *Aubria*. La nouvelle espèce décrite ci-dessous se distingue par plusieurs caractères de l'holotype d'*Aubria subsigillata* et également d'une série de spécimens récoltés au Togo, qui pour ces caractères ressemblent à cet holotype. Celui-ci n'ayant jamais été décrit, nous donnons pour commencer sa description ci-dessous.

ABRÉVIATIONS UTILISÉES

Noms des collections où sont déposés les spécimens:

BM: British Museum (Natural History), London.
MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
K: KAZADI Mpetemba.
ZMB: Zoologisches Museum, Berlin.

MÉTHODES STATISTIQUES UTILISÉES

Les mensurations prises sur les spécimens ont été soumises à des tests statistiques après avoir été transformées en rapports (pour mille de la longueur museau-anus). Pour ces analyses, les adultes ont été traités à part, et les mâles séparés des femelles. L'unité de traitement est l'échantillon tiré d'une même population, qui souvent ne comporte qu'un nombre très réduit de spécimens (8 sur 10 échantillons de cette étude ne comportent qu'un spécimen mâle adulte!). Nous avons tout d'abord, pour chaque rapport étudié, comparé ces différents échantillons (à l'exception de celui du Zaïre, ici rapporté à une espèce distincte) au moyen du test de KRUSKAL-WALLIS (SIEGEL, 1956: 184-193) et comme nous n'avons pas trouvé entre eux de différence statistiquement significative, nous les avons regroupés pour la suite des analyses.

La comparaison des mensurations et rapports observés chez les deux espèces définies plus bas s'est faite à l'aide du test U de MANN-WHITNEY (SIEGEL, 1956: 116-127).

DESCRIPTIONS DES DEUX ESPÈCES

Aubria subsigillata (A. Duméril, 1856)
(fig. 3, 5, 6, 7, 9, 11, 13)

Rana subsigillata A. Duméril, 1856: 560. – Holotype: MNHN 1566. Localité-type: Gabon.
[*Rana (Aubria) subsigillata*]: BOULENGER, 1917: 988.
Aubria subsigillata: LAURENT, 1953: 27.
Phrynopsis ventrimaculata Nieden, 1908: 499. – Holotype: ZMB 20134. Localité-type: Longji, Cameroun.

Holotype. – MNHN 1566 (fig. 3), mâle adulte (longueur museau-anus: 77,8 mm), recolté au Gabon par Charles-Eugène AUBRY-LECOMTE.

Etymologie du nom spécifique. – "La grenouille tachetée en dessous" (DUMÉRIL, 1856: 560); du latin *sub*, dessous, et *sigillatus*, orné de figurines.

Diagnose. – Espèce de grande taille (mâles adultes: longueur museau-anus 65,1-87,6 mm, n=13; femelles adultes: longueur museau-anus 76,9-95,0 mm, n=9), distance narine-extrémité du museau petite (64-88 pour mille de la longueur museau-anus, voir Tableau I), distance entre les narines importante (61-74 pour mille de la longueur museau-anus, voir Tableau I), diamètre du tympan plutôt petit (62-84 pour mille de la longueur museau-anus, voir Tableau I), glandes arrondies présentes sous les cuisses chez les mâles, femelles et juvéniles, dos brun uniforme, sans ligne médio-dorsale; gorge, poitrine et ventre avec taches blanchâtres arrondies, entourées d'un réseau marron foncé; ce dessin est présent chez les spécimens de tailles variées.

Description de l'holotype. – Tête (fig. 7, 9) plus longue (32,0 mm) que large (28,4 mm). Museau arrondi, plus long (13,7 mm) que l'œil (9,5 mm), se projetant en avant de l'ouverture buccale. Canthus rostralis arrondi. Région loréale concave. Distance entre les narines (5,9

mm) plus grande que la distance interorbitaire (3,5 mm), cette dernière inférieure à la moitié de la largeur de la paupière supérieure (7,3 mm). Narines plus proches de l'œil (7,4 mm) que de l'extrémité du museau (7,7 mm), leurs ouvertures plutôt arrondies avec deux petites excroissances dermiques sur le bord externe. Tympan arrondi, son diamètre (4,9 mm) environ la moitié du diamètre de l'œil (9,5 mm), plus petit que sa distance à l'œil (6,4 mm). Absence d'ocelle pinéal. Dents vomériennes au niveau du bord interne des choanes en deux séries comportant chacune quatre dents, ces séries faisant entre elles un angle d'environ 100° ouvert antérieurement, la distance entre leurs extrémités postérieures égale à leur longueur. Dents maxillaires bien développées. Trois pointes à l'extrémité de la mâchoire inférieure, correspondant à des cavités dans la mâchoire supérieure. Langue ovale, allongée, avec une échancrure profonde dans sa partie postérieure libre. Pli supratympanique faible allant de l'œil à l'épaule.

Avant-bras (fig. 11) légèrement plus long et plus large que le bras. Doigts robustes; le doigt II le plus court, le doigt I légèrement plus long que le IV, le doigt III étant le plus long. Extrémités des doigts arrondies, non élargies. Bord dermal sur le bord interne des doigts II et III. Bourrelet terminal (sensu OHLER & DUBOIS, 1989) au niveau de l'articulation distale en position dorsale sur tous les doigts. Tubercules sous-articulaires arrondis, moyennement développés. Tubercule métacarpien allongé. Un seul tubercule palmaire allongé, peu développé.

Pattes postérieures (fig. 13) courtes, robustes. Les talons ne se touchent pas quand les cuisses sont mises à angle droit par rapport à l'axe du corps. Jambe (30,0 mm) un peu plus courte que la cuisse (34,9 mm), pied, du bord proximal du tubercule métatarsien interne à l'extrémité de l'orteil IV (38,2 mm), plus long que la jambe. Orteil IV le plus long, l'orteil III plus long que l'orteil V. Extrémités des orteils arrondies, non élargies. Bourrelet terminal au niveau de l'articulation distale en position dorsale sur tous les orteils. Palmure moyennement développée, montant jusqu'au bord proximal du tubercule sous-articulaire distal de l'orteil IV, et s'incurvant entre les orteils III et IV et entre les orteils IV et V à mi-distance entre les tubercules sous-articulaires proximal et intermédiaire. Pas de bord dermal le long des orteils. Tubercules sous-articulaires bien développés, allongés. Tubercule métatarsien interne court (2,4 mm), mais très proéminent, moins de la moitié de la longueur de l'orteil I (8,4 mm). Pas de tubercule métatarsien externe. Léger pli tarsien du tubercule métatarsien jusqu'à l'articulation tibio-tarsale.

Peau de toute la surface dorsale avec de minuscules rugosités, mais gardant un aspect lisse; peau des flancs et du ventre plissée. Pas de repli latéro-dorsal. Une glande ronde sous chaque cuisse aux deux-cinquièmes de la distance entre l'anus et le genou, de diamètre (5,2 mm) supérieur à celui du tympan (4,9 mm). Amas de cellules glandulaires sous la base de chaque bras (fig. 6).

Couleur de toute la surface dorsale marron noirâtre, face inférieure beige sale et marron-gris, montrant sur la poitrine et le ventre un dessin régulier de taches arrondies plus claires dans un réseau foncé, et sous les cuisses, les tibias et les pieds des taches plus claires placées de manière plus irrégulière sur un fond foncé; gorge sans dessin net.

Absence de caractères sexuels secondaires mâles.

Spécimens attribués à Aubria subsigillata. – MNHN A929 et A930, imagos, Côte d'Ivoire, Daloi-Lobo; MNHN 1901.564, mâle adulte, Gabon, à environ 50 km au sud-ouest de Lambaréné; MNHN 1974.1130, jeune femelle, Gabon, Rivière Bilogone; BM 1934.12.1.2, femelle adulte, Cameroun, Batouri District; BM 1938.6.10.9, mâle adulte, Cameroun, Yabassi District; BM 1982.746, femelle adulte, Cameroun, Province du Sud-Ouest, Korup; ZMB 20134, imago, Cameroun, Longji; MNHN 1920.147, jeune femelle, Guinée, Diéké; BM 1917.4.13.12 et 1917.4.13.13, un mâle et une femelle adultes, Ghana, Obuasi, S. Ashantee; BM 1983.1352, mâle adulte, Ghana, Tafo, Cocoa Research Institute; MNHN 1989.2047-2056, 5 mâles et 3 femelles adultes, un mâle et une femelle juvéniles, Togo, Kovié; BM 1956.1.10.84, mâle adulte, Nigéria, Port Harcourt; BM 1964.237, mâle adulte, Nigéria, Ibadan Swamp; BM 1969.2999, femelle adulte, Nigéria, Ijebu Ode, rivière forestière; BM 1969.3000, femelle adulte, Nigéria, Ibadan, rivière; BM 1980.1275, jeune femelle, Nigéria, Calabar, bord de la Great Kwa River; BM 1980.1276, femelle adulte, Nigéria, MCC Road, 20 km au nord de Calabar; BM 1980.1277, mâle adulte, Nigéria, MCC Road, 15 km au nord de Calabar.

Variations. – Les spécimens déterminés comme *Aubria subsigillata* varient dans la possession des glandes sous-brachiales qui ne sont pas toujours nettes. Les glandes fémorales sont toujours distinctes sous les cuisses, même chez les spécimens juvéniles et subadultes. Chez aucun des spécimens ni chez les spécimens décrits dans la littérature, une ligne médio-dorsale n'a été observée. Le dessin ventral réticulaire est généralement encore très net chez les spécimens adultes. Certaines régions ventrales peuvent être sans dessins, mais aucune relation nette entre ce phénomène et l'âge ou le sexe des spécimens ne peut être dégagée. L'ocelle pinéal est présent chez presque tous les spécimens mais il manque chez le type. Le tubercule palmaire médian, qui est absent chez le type, est présent chez la plupart des spécimens, mais il est souvent peu long et peu developpé.

Synonymie. – Le spécimen-type de *Phrynopsis ventrimaculata* Nieden, 1908 est un juvénile qui a juste passé la métamorphose. Il appartient manifestement au genre *Aubria*, et nous l'avons mis en synonymie avec *Aubria subsigillata*, à la suite de SCHIØTZ (1963), surtout en fonction de sa localité qui se trouve dans l'aire de répartition de cette espèce. Le spécimen est actuellement dans un mauvais état; il a été violemment disséqué, s'est décoloré et desséché. La présence d'éventuelles glandes sous les cuisses ne peut pas être affirmée. Les mensurations prises s'écartent de manière importante des spécimens adultes, ce qui est lié à la croissance allométrique comme on peut l'observer chez les autres spécimens subadultes et juvéniles mesurés lors de la présente étude.

Répartition. – La répartition d'*Aubria subsigillata* comprend les forêts de basse altitude de la Guinée jusqu'au Gabon (fig. 2).

Aubria masako sp. nov.
(fig. 4, 8, 10, 12, 14)

Holotype. – MNHN 1989.2775 (fig. 4), mâle adulte (longueur museau-anus: 80,9 mm), récolté le 25 novembre 1986 par KAZADI Mpetemba dans la Forêt de Masako près du village Batiabongena à 15 km du centre-ville de Kisangani sur l'ancienne route Buta (Zaïre).

Paratypes. – 4 mâles adultes, 19 juvéniles récoltés par KAZADI Mpetemba dans la même région que l'holotype: MNHN 1989.3305: capturé au mois de janvier 1986 dans le ruisseau Nyonge Mayi près du village Batiabongena; K1463, K1464: capturés au mois de février 1986 dans la même station; K1266: capturé au mois de janvier 1987 dans la même station; MNHN 1989.3306: capturé au mois de janvier 1987 dans le ruisseau Amandje près du village Batiabongena; K2520: capturé au mois de janvier 1986 dans la même station; K1324: capturé au mois de janvier 1986 dans l'étang Etuumeambe; MNHN 1989.3307: capturé au mois d'avril 1986 dans la même station; K3500: capturé au mois de décembre 1988 dans la même station; K3933: capturé au mois de juin 1986 dans la même station; K2626: capturé au mois de janvier 1987 dans le ruisseau Masako; K1049, K1325, K1326, K2505, K2510, K2511, K2520, K2528, MNHN 1989.3308-3311: capturés dans la Forêt de Masako.

Etymologie du nom spécifique. – Il s'agit du nom de la forêt où se trouve la localité-type de l'espèce. Ce nom est placé en apposition par rapport au nom générique.

Diagnose. – Espèce de taille inférieure à *Aubria subsigillata* (mâles adultes: longueur museau-anus: 62,5-79,2 mm, n=5; voir Tableau I), distance entre la narine et l'extrémité du museau plus grande (87-98 pour mille de la longueur museau-anus, voir Tableau I), distance entre les narines plus petite (59-61 pour mille de la longueur museau-anus, voir Tableau I), diamètre du tympan plus grand (75-89 pour mille de la longueur museau-anus, voir Tableau I), glandes fémorales toujours absentes, dos brun avec taches légèrement plus foncées et dans 65,2% des spécimens (n=23) présence d'une ligne médio-dorsale; gorge, poitrine et ventre, surtout chez les spécimens subadultes, avec taches blanchâtres arrondies entourées d'un réseau marron foncé; chez les spécimens adultes ce dessin a tendance à disparaître.

Description de l'holotype. – Tête (fig. 8, 10) plus longue (31,7 mm) que large (28,4 mm). Museau arrondi, plus long (13,2 mm) que la longueur de l'œil (8,7 mm), se projetant bien en avant de l'ouverture buccale. Canthus rostralis arrondi. Région loréale concave. Distance entre les narines (4,8 mm) plus grande que la distance interorbitaire (3,6 mm), celle-ci plus petite que la largeur de la paupière supérieure (6,0 mm). Narines légèrement plus proches des yeux (7,0 mm) que de l'extrémité du museau (7,3 mm), leurs ouvertures arrondies avec deux excroissances dermiques sur le bord postérieur. Tympan assez arrondi, son diamètre (6,8 mm) plus petit que la longueur de l'œil (8,7 mm), plus grand que sa distance à l'œil (5,3 mm). Présence d'une trace d'ocelle pinéal. Dents vomériennes en deux séries de quatre dents entre les parties postérieures des choanes, disposées selon un angle de 100° ouvert vers l'avant; la distance postérieure entre les deux séries de dents est plus petite que la longueur de chacune des séries. Dents maxillaires présentes, bien développées. Trois pointes à l'extrémité de la mâchoire inférieure, correspondant à des cavités dans la mâchoire supérieure. Langue ovale, étroite, très échancrée dans sa partie postérieure libre. Pli supratympanique du tympan à l'épaule.

Avant-bras (fig. 12) légèrement plus long et très légèrement plus épais que le bras. Doigts assez robustes, le doigt II le plus court, le doigt I plus long que le doigt IV, le doigt III le plus long. Extrémités des doigts arrondies, non élargies. Bord dermal sur le bord interne des doigts II et III. Bourrelet terminal au niveau de l'articulation distale en position dorsale sur tous les doigts. Tubercules sous-articulaires arrondis, moyennement développés. Tubercule métacarpien interne allongé. Deux tubercules palmaires peu développés, allongés.

Pattes postérieures (fig. 14) courtes, robustes. Les talons ne se touchent pas quand les cuisses sont mises à angle droit par rapport à l'axe du corps. Cuisse (32,2 mm) plus longue que la jambe (28,7 mm), pied, du bord proximal du tubercule métatarsien interne à l'extrémité de l'orteil IV (36,0 mm), plus long que la jambe. Orteil IV le plus long, orteil III plus long que l'orteil V. Extrémités des orteils arrondies, non élargies. Bourrelet terminal au niveau de l'articulation distale en position dorsale sur tous les orteils. Palmure moyennement développée, montant jusqu'au tubercule sous-articulaire distal de l'orteil IV et s'incurvant entre les orteils III et IV et les orteils IV et V à mi-distance entre les tubercules sous-articulaires proximal et intermédiaire. Pas de bord dermal le long des orteils. Tubercules sous-articulaires bien développés, allongés. Tubercule métatarsien interne bien développé (3,6 mm), plus haut dans sa partie distale que proximale, environ la moitié de la longueur de l'orteil I (8,3 mm). Pas de tubercule métatarsien externe. Pli tarsien net, du tubercule métatarsien jusqu'à l'articulation tibio-tarsale.

Peau du dos avec petites rugosités et quelques rugosités isolées plus nettes, gardant néanmoins un aspect général lisse; peau des côtés et de la partie inférieure plissée, plus rugueuse. Pas de replis latéro-dorsaux. Présence d'amas de cellules glandulaires sous les bras; pas de glandes sous les cuisses.

Zone médiane du dos marron avec zones plus foncées autour des rugosités plus proéminentes. Ligne médio-dorsale fine beige clair. Taches claires à la base proximale des cuisses, ainsi que sur leurs parties latérales internes, formant le dessin typique *Aubria* (fig. 5). Côtés marbrés de taches foncées et claires. Face inférieure de la gorge, de la poitrine, du ventre, des bras et des cuisses beige-crème, face inférieure des jambes et des pieds marbrée beige-marron. Trace du dessin du réseau marron au bord de la gorge.

Coloration en vie. – Bord du museau (région maxillaire supérieure) de coloration rouge vif; région de l'aisselle plutôt jaunâtre. Tégument dorsal parsemé de taches plus sombres sur fond de couleur marron tendant vers le brun gris. Ventre jaune vif chez les plus grands spécimens. Gorge, poitrine et ventre chez les juvéniles et les subadultes parsemés de taches blanc-jaune sur un fond gris clair.

Caractères sexuels secondaires mâles absents.

Variations. – Les paratypes varient dans la possession de glandes sous-brachiales qui, surtout chez les spécimens petits, peuvent être absentes. Aucun des paratypes ne possède de glande sous les cuisses. La ligne médio-dorsale est présente chez 15 des 23 spécimens (65,2%); elle est toujours fine et de couleur crème claire. Le dessin réticulaire est plus net chez les spécimens plus petits; chez les plus grands, il n'est visible que sous la gorge. Chez les grenouilles ayant juste passé la métamorphose, le dessin sous le ventre est présent, mais peu net, car très clair. L'ocelle pinéal est souvent présent. Deux tubercules palmaires assez nets de la même taille sont présents chez la plupart des spécimens.

Répartition. – Cette espèce n'est connue pour l'instant que de la localité-type (fig. 2).

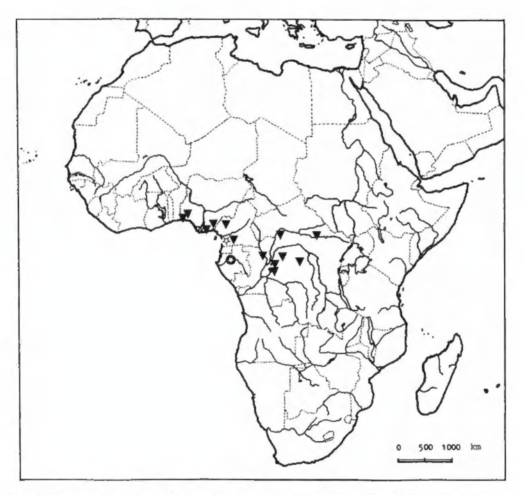


Fig. 1. – La répartition des spécimens attribués au genre *Aubria* cités dans la littérature. Etoile blanche inscrite dans un cercle noir: holotype d'*Aubria subsigillata*. Etoile blanche: holotype de *Phrynopsis ventrimaculata*. Triangles noirs: divers spécimens appartenant au genre *Aubria*.

Discussion

Le sous-genre *Aubria* a été défini par Boulenger en 1917 et redéfini par lui en 1918. Parmi les neuf sous-genres reconnus par cet auteur dans *Rana*, *Aubria* se place à proximité de *Pyxicephalus* dont il se distingue par la séparation des métatarsiens externes et l'omosternum fourchu (Boulenger, 1918). Ces deux groupes partagent notamment une série de caractères ostéologiques crâniens, qui restent chez les spécimens adultes d'*Aubria* dans un état qui correspond à l'état observé chez les spécimens juvéniles de *Pyxicephalus*. Pour cette raison, Procter (1919) a proposé de réunir ces deux sous-genres. D'autres caractères ostéologiques rapprochent cette espèce des grenouilles asiatiques *kuhlii*, *grunniens*, *macrodon* et *tigerina* (Procter, 1919).

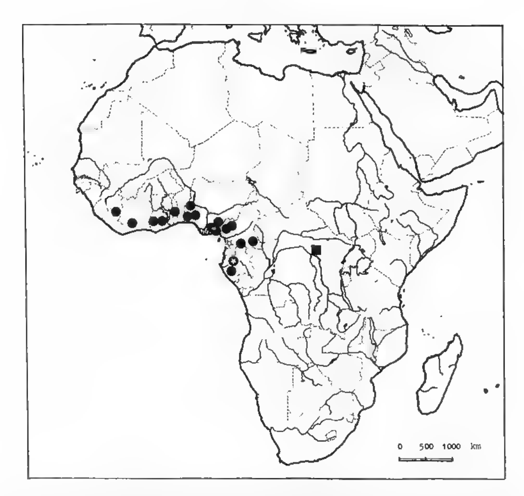


Fig. 2 – La répartition des spécimens du genre *Aubria* étudiés dans ce travail. Etoile blanche inscrite dans un cercle noir: holotype d'*Aubria subsigillata*. Etoile blanche: holotype de *Phrynopsis ventrimaculata*. Cercles noirs: *Aubria subsigillata*. Carré noir: *Aubria masako*, localité-type.

Le genre *Aubria* ne se distingue de *Pyxicephalus* par aucun caractère ostéologique dérivé (Clarke, 1981). Il partage avec le dernier 11 caractères primitifs et 9 caractères dérivés et ne s'en distingue que par 2 caractères plésiomorphes (Clarke, 1981). Si l'on ne considère que les caractères ostéologiques, il n'y a guère de justification pour le maintien du genre *Aubria*.

Pyxicephalus adspersus est une espèce de milieu sec qui passe la plupart du temps de l'année enfouie dans le sol dans un cocon (Poynton & Broadley, 1985). Les adultes sortent en grand nombre pour la reproduction. Les mâles montrent un comportement très remarquable: ils restent dans l'eau au-delà de l'accouplement et "gardent" les têtards, qui sont regroupés en "schools" (Poynton & Broadley, 1985).



Fig 3. – Holotype d'*Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856), MNHN 1566 (vue générale dorsale).



Fig. 4. – Holotype d'*Aubria masako* sp. nov., MNHN 1989 2775 (vue générale dorsale).



Fig. 5. – Vue générale ventrale d'un mâle adulte d'*Aubria subsigillata* (BM 1980.1277) montrant le dessin typique bien développé. Ce dessin est présent chez tous les spécimens d'*Aubria*, mais son état d'expression peut varier du réseau complet présent sous toute la face inférieure à quelques traces du réseau sous la mâchoire inférieure.

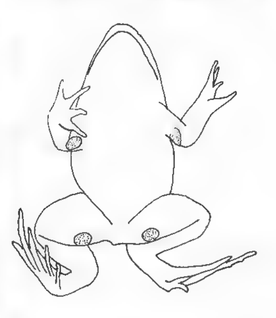


Fig. 6. – Position des glandes axillaires et fémorales chez *Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856) (MNHN 1901.564).



Fig. 7. – *Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856), holotype, MNHN 1566 (vue dorsale de la tête).

Fig. 8. – *Aubria masako* sp. nov., holotype, MNHN 1989 2775 (vue dorsale de la tête).



Fig 9. – *Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856), holotype, MNHN 1566 (vue latérale de la tête).

Fig 10. – *Aubria masako* sp nov., holotype, MNHN 1989 2775 (vue latérale de la tête)

Certains traits de ce comportement nous font penser à *Aubria subsigillata*: cette espèce vit également la plupart du temps de l'année cachée et ses têtards se regroupent. Mais par ailleurs il s'agit d'une espèce de la grande forêt d'Afrique équatoriale. Les mâles pourraient avoir un comportement ressemblant à celui de *Pyxicephalus adspersus*, mais la littérature trop rare sur cette espèce est muette sur ce point.

Aubria semble être le genre généralisé de la tribu des Pyxicephalini de DUBOIS (1987). Deux scénarios peuvent être envisagés: soit *Aubria* serait le groupe primitif dont *Pyxicephalus* serait sorti en acquérant certains caractères apomorphes, soit *Aubria* serait un taxon manifestant des caractères pédomorphiques (sensu DUBOIS, 1986 b). L'interprétation des caractères ostéologiques crâniens ne permet pas de choisir entre ces deux scénarios. Les

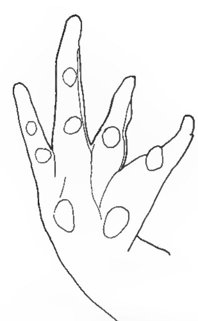


Fig. 11. – *Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856), holotype, MNHN 1566 (vue ventrale de la main droite).

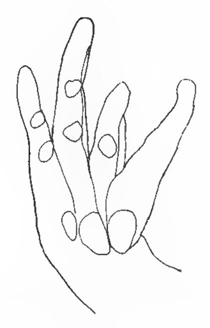


Fig. 12. – *Aubria masako* sp. nov., holotype, MNHN 1989.2775 (vue ventrale de la main droite).



Fig. 13. – *Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856), holotype, MNHN 1566 (vue ventrale du pied droit)

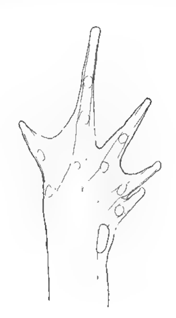


Fig. 14. – *Aubria masako* sp. nov., holotype, MNHN 1989.2775 (vue ventrale du pied droit).

Tableau I. – Comparaison morphologique de 13 mâles adultes d'*Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856) et de 5 mâles adultes d'*Aubria masako* sp. nov.

Espèce	Extrêmes	Moyenne	s	V	RE	Médiane	U	p
				Longueur museau-anus (en mm)				
SUB	65,1–87,6	78,8	4,75	6,14	1,35	79,3	8	0,02*
MAS	62,5–79,2	69,9	6,76	10,15	1,27	66,8		
				Longueur du tibia (en pour mille de la longueur museau-anus)				
SUB	370–409	390	15,94	4,17	1,11	392	12,5	0,10
MAS	362–386	375	8,54	2,39	1,07	376		
				Distance entre les narines (en pour mille de la longueur museau-anus)				
SUB	61–74	66	3,90	6,00	1,21	65	2	0,002**
MAS	59–61	60	0,84	1,46	1,03	60		
				Distance entre les bords antérieurs des yeux (en pour mille de la longueur museau-anus)				
SUB	126–150	138	8,02	5,90	1,19	137	13	0,10
MAS	122–134	131	5,54	4,45	1,11	133		
				Distance entre les bords postérieurs des yeux (en pour mille de la longueur museau-anus)				
SUB	207–242	227	11,90	5,35	1,17	228	22	0,10
MAS	216–227	221	4,74	2,26	1,05	219		
				Plus grand diametre du tympan (en pour mille de la longueur museau-anus)				
SUB	62–84	73	6,43	8,99	1,36	72	8,5	0,02*
MAS	75–89	82	5,89	7,56	1,19	82		
				Rapport de la distance entre les narines au diamètre du tympan (en pour mille)				
SUB	82–120	92	9,82	10,94	1,46	89	0	0,002**
MAS	68–79	74	4,66	6,59	1,16	75		
				Distance de la narine à l'extrémité du museau (en pour mille de la longueur museau-anus)				
SUB	64–88	79	5,75	7,39	1,38	80	1	0,002**
MAS	87–98	92	4,60	5,24	1,13	90		

SUB. *Aubria subsigillata*; MAS: *Aubria masako*, m moyenne, s: écart-type; V coefficient de variation = 100 (s/m)(1 + 1/4n); RE: rapport des valeurs extrêmes (DUBOIS, 1976.36), U: résultat de la comparaison des deux espèces au moyen du test U de MANN-WHITNEY (SIEGEL, 1956); *: différence significative (* p<0,05, ** p<0,01; tests bilatéraux).

caractères écologiques connus laissent plutôt penser que *Pyxicephalus* serait le groupe derivé. *Aubria* vit dans un milieu plus proche du milieu type pour les Amphibiens, et notamment pour les Raninae (humide, chaud). *Pyxicephalus* en revanche montre des adaptations à des milieux secs, inhabituelles chez les Amphibiens.

Malgré la grande ressemblance des deux groupes, ils peuvent être très bien distingués et il n'existe pas de forme intermédiaire, critère important pour la distinction entre genre et sous-genre (voir Dubois, 1988) Les connaissances sur l'écologie de ces deux groupes sont encore trop insuffisantes pour pouvoir être utilisées pour le choix du rang taxinomique qu'il convient d'attribuer à ces deux taxons.

La présence de glandes fémorales chez *Aubria subsigillata* serait un caractère qui traduirait une situation dérivée par rapport aux espèces dépourvues de ces glandes. Le faible nombre de spécimens connus jusqu'à cette étude n'avait jusqu'ici pas permis l'interprétation de l'absence ou présence de ces glandes fémorales. Leur état était attribué à l'état physiologique des grenouilles ou à leur sexe (Perret, 1966; Dubois, 1987). L'étude de ce matériel riche et comportant deux séries assez importantes a permis une meilleure compréhension de la présence des glandes. Dans la série d'*Aubria* dont la morphologie est proche de celle de l'holotype d'*Aubria subsigillata*, les glandes fémorales sont présentes chez les mâles, chez les femelles et également chez les individus juvéniles et subadultes. Dans la série importante prise à Masako aucun spécimen ne montre de glandes, ni les mâles, ni les juvéniles (cette série ne comporte pas de femelles adultes). La présence de glandes fémorales est un caractère spécifique d'*Aubria subsigillata* qui distingue cette espèce d'une autre espèce, *Aubria masako*, toujours dépourvue de glandes. Il n'est pas certain que les spécimens décrits par Perret (1966) du Cameroun et par De Witte (1930) du Zaire central, qui ne possèdent pas de glandes, soient conspécifiques avec *Aubria masako*. Il faut également remarquer que les spécimens possédant des glandes fémorales étudiés ici montrent une variation morphologique importante dont la signification ne pourra être comprise qu'après étude d'échantillons plus importants[1].

Chez les Ranidae africains et malgaches, des glandes fémorales sont connues dans les sous-familles des Phrynobatrachinae et des Mantellinae (Dubois, 1986 a). Des glandes fémorales existent également chez des espèces d'un groupe de Raninae asiatiques, les Ranixalini de l'Inde (Dubois, 1986 a, 1987). Chez certaines de ces espèces, les glandes ne peuvent être observées que chez les mâles adultes, chez d'autres les glandes sont plus importantes chez les mâles que chez les femelles, chez d'autres encore les glandes des deux sexes ne se distinguent pas. L'homologie des glandes dans ces différents groupes n'est pour l'instant pas établie. L'existence de ces glandes chez divers groupes ne permet pas d'affirmer leur proche parenté dans tous les cas, mais il est probable que, dans certains cas au moins, cette existence traduit une origine phylogénétique commune. Les Phrynobatrachinae se sont probablement détachés de Raninae primitifs d'Afrique (Laurent, 1951). Les glandes fémorales, qui sont présentes chez certaines espèces d'*Aubria* et dans divers genres de Phrynobatrachi-

---

1. Le pattern de répartition du genre *Aubria* peut être retrouvé dans d'autres groupes ainsi par exemple les genres *Osteolaemus*, un crocodilien (Steel, 1989), et *Pelusios*, un chélonien (Bour, 1983, 1986), comportent chacun une espèce présente sur la côte du Golfe de Guinée et une autre en Afrique centrale (Zaire) La large répartition d'*Aubria subsigillata*, de la Guinée au Gabon (fig 2), ne peut être en soi-même considérée comme une raison de division de cette espèce malgré la variation observée, qui ne semble pas pouvoir être corrélée avec l'origine des spécimens

nae (*Phrynobatrachus, Phrynodon, Petropedetes*) (PERRET, 1966; POYNTON & BROADLEY, 1985), pourraient être un témoin de cette relation phylogénétique.

RÉSUMÉ

L'étude morphologique de divers spécimens du genre *Aubria* de différentes localités, dont l'holotype d'*Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856) et une série importante de spécimens du Zaïre, nous amène à décrire une nouvelle espèce de ce genre jusqu'ici considéré monospécifique. Comme la description originale de l'holotype d'*Aubria subsigillata* est plutôt incomplète, une nouvelle description est donnée ici pour permettre des comparaisons. Des données écologiques et biogéographiques sur les spécimens étudiés et celles citées dans la littérature sont discutées.

ZUSAMMENFASSUNG

Die morphometrische Untersuchung einer Reihe von Anuren der Gattung *Aubria*, einschließlich des Holotypus von *Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856), aus unterschiedlichen Fundorten West- und Zentralafrikas, führte zur Beschreibung einer neuen Art dieser bisher monospezifisch angesehenen Gattung. Da die Originalbeschreibung des Holotypus von *Aubria subsigillata* unvollstandig ist, wurde hier, um einen vergleich mit der neuen Art zu erlauben, eine neue Beschreibung gegeben. Ökologische und biogeographische Angaben der untersuchten Exemplare und solche aus der Literatur wurden diskutiert.

REMERCIEMENTS

M.H. GEVAERTS (Université de Kisangani) doit trouver ici l'expression de notre reconnaissance pour son aide lors du travail sur le terrain à Kisangani.

Cette étude n'aurait pas pu être accomplie sans les spécimens qui nous ont été confiés par MM. B. T. CLARKE du British Museum (Natural History) de Londres, R. GÜNTHER du Zoologisches Museum de Berlin et M. LAMOTTE du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

Nous remercions MM. G. PASTEUR et J.-Y. QUÉRO (Montpellier) pour les photographies des spécimens.

Pour leur critique du manuscrit, sous sommes reconnaissants à MM. J.-L. AMIET (Yaoundé), J. HULSELMANS (Anvers) et R F. LAURENT (Tucumán), ainsi qu'à MM. R. BOUR et A. DUBOIS (Paris), qui nous ont également indiqué d'utiles références bibliographiques.

Références bibliographiques

Boulenger, G.A., 1917. – Sur la conformation des phalangettes chez certaines Grenouilles d'Afrique. *C. r. Acad. Sci. Paris*, **165**: 987-990.

----- 1918. – Aperçu des principes qui doivent régir la classification naturelle des espèces du genre *Rana*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **43**: 111–121.

Bour, R., 1983. – Trois populations endémiques du genre *Pelusios* (Reptilia, Chelonii, Pelomedusidae) aux îles Seychelles; relations avec les espèces africaines et malgaches. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (4), 5 (A): 343–382

----- 1986. – Note sur *Pelusios adansonii* (Schweigger, 1812) et sur une nouvelle espèce affine du Kenya (Chelonii, Pelomedusidae). *Studia palaeochelonologica*, **2**: 23–54

Clarke, B.T., 1981. – Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura Ranidae). *Monit. zool. ital.*, (n.s.), **15**, suppl.: 285–331.

De Witte, G.F., 1930. – Liste des Batraciens du Congo Belge (Collection du Musée du Congo Belge à Tervuren). Première partie. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **19**. 232–274.

Dubois, A., 1976. – Les Grenouilles du sous-genre *Paa* du Népal (famille Ranidae, genre *Rana*). *Cah. Nép. Doc.*, **6**: i-vi + 1–275.

----- 1986 a. – Diagnose préliminaire d'un nouveau genre de Ranoidea (Amphibiens, Anoures) du sud de l'Inde. *Alytes*, **4**: 113–118

----- 1986 b. – Neoteny and associated terms. *Alytes*, **4**: 122–130.

----- 1987. – Miscellanea taxinomica batrachologica (I). *Alytes*, **5**: 7–95.

----- 1988. – Le genre en zoologie: essai de systématique théorique. *Mem. Mus. natn. Hist. nat*, (A), **139**: 1–130.

Duméril, A., 1856. – Note sur les Reptiles du Gabon. *Rev Mag Zool.*, (2), **8**: 369–377 + 417–424 + 460–470 + 553–562.

Kazadi, M & Gevaerts, H., 1986. – Notes préliminaires sur la batrachofaune de Masako (Kisangani, Zaire). Fam. Pipidae, Bufonidae, Ranidae. *Ann. Fac. Sci. Kisangani*, numéro spécial: 39–43.

Laurent, R., 1951. – Sur la nécessité de supprimer la famille des Rhacophoridae mais de créer celle des Hyperoliidae. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **45**: 116–122.

----- 1953. – Reptiles et Batraciens récemment parvenus au Musée royal du Congo belge. *Bull. Cercle Zool. Congolais*,, **21**. 21–29.

Nieden, F., 1908. – Die Amphibienfauna von Kamerun. *Mitt. zool. Mus. Berlin*, **3**: 489–518.

Ohler, A. & Dubois, A., 1989. – Demonstration de l'origine indépendante des ventouses digitales dans deux lignées phylogénétiques de Ranidae (Amphibiens, Anoures). *C. r. Acad. Sci. Paris,* (3), **309**: 419–422.

Parker, H.W., 1936 a. – The Amphibians of the Mamfe Division, Cameroons *Proc zool. Soc London*, **1936**: 135–136.

----- 1936 b. – Amphibians from Liberia and the Gold Coast. *Zool. Mededeel.*, **19**: 87–102.

Perret, J.-L., 1966. – Les Amphibiens du Cameroun. *Zool Jb (Syst)*, **93**: 289–464

Poynton, J.C. & Broadley, D.G., 1985. – Amphibia Zambesiaca 2. Ranidae. *Ann. Natal Mus.*, **27**: 115–181.

Procter, J B, 1919. – On the skull and affinities of *Rana subsigillata* A. Dum. *Proc. zool Soc. Lond.*, **1919**: 21–27.

Romer, J.D., 1953. – Reptiles and Amphibians collected in the Port Harcourt area of Nigeria. *Copeia*, **1953**: 121–123.

Schiøtz, A., 1963. – The Amphibians of Nigeria. *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren.*, **125**: 1–92, pl. I–IV.

----- 1964. A preliminary list of Amphibians collected in Ghana. *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh Foren.*, **127**: 1–17.

Siegel, S, 1956. – *Nonparametric statistics for behavioral sciences.* Tokyo, McGraw-Hill Kogakusha Ltd.: i-xvii + 1–312.

Steel, R., 1989. – *Crocodiles.* London, Christopher Helm: i-x + 1–198.

Corresponding editors: Jean-Louis Amiet & Raymond F. Laurent

Further data on carpal structure in ranoid frogs

R.F. LAURENT & M. FABREZI

Fundación Miguel Lillo,
Miguel Lillo 251,
4000 San Miguel de Tucumán,
Argentina

An examination of the carpus in some species belonging to the Astylosterninae, Hyperoliinae, Raninae and Phrynobatrachinae confirms the previous hypothesis formulated by LAURENT (1951). The most plesiomorphic carpus observed in Ranoidea exists in some Astylosterninae and the Hyperoliinae. From this condition, a first phyletic line in which the 2nd distal carpal is fused with the Y element (or preaxial centrale), is represented by the Arthroleptinae. The other, in which the 3rd distal carpal is fused with the 4th and 5th distal carpals, occurs in the Ranidae, but some Astylosterninae show the same transformation (*Astylosternus* and *Nyctibates*)

INTRODUCTION

The carpus of anurans is composed of bones, of which the number and topographical relations vary according to the group. TRUEB (1973) and later DUELLMAN & TRUEB (1986) showed that there is a tendency toward a reduction in the number of elements, by loss or fusion, a fact which is obvious in advanced anurans like ranoids.

SHUBIN & ALBERCH (1986, in press) came out with a seemingly opposite ontogenetic model: a continuous initial structure and a subsequent segmentation, branching and secondary condensation. There is, according to their observations, a primary axis extending from the distal end of the ulna. It divides and branches itself into ulnare, distal carpals, 5, 4, 3, 2, and digit IV to II. However, the digit V results from a secondary condensation. There is also a radial axis, starting from the distal end of the radius and segmented into a radiale, the Y element and the prepollex. Thus, two strongly unequal embryonic structures are present from the beginning. The segmentations produce the configurations which appear in the primitive anurans, in which the number of carpal elements is highest. Then, some segmentation fails to occur (primary fusions) or some elements that never have been united merge, or that were initially fused, then segmented and finally fuse again (secondary fusions), determining the apomorphic carpi of the advanced frogs. According to this hypothesis, real paedomorphosis could be put forward to explain the most fused carpi, provided that those fusions were primary, contrary to what DREWES (1984) proposed about Hyperoliinae.

However, if two opposite processes are involved in the ontogeny of the carpus in frogs, i.e. one of segmentation, then one of fusions, any allochronic disturbance may, at first sight,

determine unexpected structures lending themselves to divergent interpretations. One can only hope that the primary phase of segmentation and the secondary phase of fusion remain widely separate in time so that no telescoping is likely. The fact that many authors (HOWES & RIDEWOOD, 1888; TRUEB, 1973; DREWES, 1984) have been able to propose a synthesis in which the polarity of the evolution of the carpus is from numerous towards less numerous elements is encouraging in this respect. Therefore, we chose to adopt their hypothesis, i.e. that by and large, the trend of evolution has been toward fusions of previously discrete elements.

The phylogenetic hypothesis that is the basis of this work is as follows: the Ranidae (Raninae, Phrynobatrachinae, Mantellinae, Rhacophorinae) is the sister group of the Arthroleptidae (Astylosterninae, Arthroleptinae, Hyperoliinae). Together they are the sister group of the Hemisotidae. All three are the sister group of the Microhylidae. Outgroups have not been considered here, because the junior author is preparing another study in which they will be.

Be that as it may, four distal carpals have been observed in *Pelobates* and *Megophrys*, whereas in *Pelodytes* the distal carpals 4 and 5 are fused (HOWES & RIDEWOOD, 1888). Such a condition has been observed by LAURENT (1941a, 1942) in Hyperoliinae and *Trichobatrachus* (Astylosterninae), observations confirmed by LIEM (1970). This did not prevent DREWES (1984) to state that the distal carpal 3 is fused with the distal carpals 4 and 5 in all Ranidae in which he included the Astylosterninae and the Arthroleptinae. He only saw the distal carpal 3 free in the Hyperoliinae, but he attributed the condition to paedomorphosis, which is unwarranted.

Subsequently, LAURENT & FABREZI (1985) re-examined the arthroleptine carpal structure, and discovered that in *Cardioglossa* (fig. 1b), both the distal carpal 2 and 3 are free; thus, the carpus is as primitive as that of Hyperoliinae and *Trichobatrachus*. The structures observed in *Arthroleptis* and *Schoutedenella* (fig. 1d) have been confirmed, i.e. fusion of the distal carpal 2 with Y element in *Arthroleptis* (fig. 1c), and the fusion of both distal carpals 2 and 3 with the Y element in *Schoutedenella* (fig. 1b). Thus, the six-element carpus of *Arthroleptis* might have been confused with the six-bone carpus of primitive ranids by DREWES, which would explain his error, but such an explanation does not apply to *Schoutedenella*, because the adults possess only five bones in the carpus. In view of the controversies involved, it seemed useful to us to investigate other Astylosterninae, Raninae and Phrynobatrachinae in order to see if the new data confirm the above mentioned scheme.

MATERIALS AND METHODS

Specimens examined are listed in Appendix The specimens were cleared and double-stained with Alcian Blue and Alizarine Red S, following WASSERSUG's technique (1976). Observations were made with a binocular microscope. Both hands of each specimen were examined.

TERMINOLOGY

The terminology used by past authors is diverse. According to the structure of the chiropterygium (GREGORY, MINER & NOBLE, 1923), there are (1) a radial series (preaxial), the distal element of which is the prepollex, and (2) an ulnar series (postaxial) which includes all fingers and their respective carpals. With the exceptions of DUGÈS (1833) and HOWES & RIDEWOOD (1888), all authors refer to the radial and ulnar as the proximal bones of the carpus. Some have called 1st centrale (LAURENT, 1940, 1941, 1942; LIEM, 1970; DREWES, 1984) and others (ANDERSEN, 1978; DAVIES & MARTIN, 1987) have called preaxial centrale the carpal distal to radial and similarly they called 2nd centrale and postaxial centrale, the carpal distal to ulnar. SHUBIN & ALBERCH (1986) claimed that the radial series includes the Y element (= preaxial centrale), and that the centralia of anurans are not homologous to the centralia of other vertebrates in which they originate by branching and segmentation from the intermedium, an element that is absent in the embryonic carpus of anurans. Therefore, according to SHUBIN & ALBERCH, anurans lack a postaxial centrale, and the external distal carpal includes only the 5th distal carpal.

Another controversial issue relates to the lost finger TRUEB (1973) reported the fifth digit to be absent. This interpretation has been also supported by JAROSOVA (1973) and DE SAINT-AUBAIN (1981). However, other authors (e.g., HOWES & RIDEWOOD, 1888; ANDERSEN, 1978) believe that the first finger is quite simply the so-called prepollex. ANDERSEN presented myological evidence supporting this opinion. SHUBIN & ALBERCH (in press) suggest that the first finger may be represented by the prepollex or completely reduced.

RESULTS

The most plesiomorphic carpi have been observed in the Hyperoliinae (fig. 1a) but also in *Trichobatrachus* and *Cardioglossa* (fig. 1b). In this study, two members of the Astylosterninae (*Scotobleps gabonicus* (fig. 2a) and *Leptodactylodon ventrimarmoratus*) show the same configuration. But two other members of that primitive subfamily have a carpus composed of six bones similar to the plesiomorphic condition in Ranidae. Still, they both show traces of the ancestral configuration: *Astylosternus diadematus* (fig. 2b) has an indentation and *Nyctibates corrugatus* has a suture between the distal carpal 3 and the composite external distal carpal, so that the fusion is not complete yet. Unfortunately, we had only one specimen of each of these species.

In most of the ranids examined, the carpus has six elements, the distal carpal 3 being fused with the 4 and 5 (fig. 3a). This structure was described by HOWES & RIDEWOOD (1888) for *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *R. esculenta*, *R. alticola*, *Euphlyctis cyanophlyctis*, *Nannophrys ceylonensis* and *Platymantis vitianus*. It also occurs in many other ranids (*Conraua crassipes*, *Limnonectes occipitalis*, *Phrynodon sandersoni*) and all species examined of the genus *Ptychadena* (*aequiplicata*, *christyi*, *chrysogaster*, *guibei*, *m. mascareniensis*, *m. bibroni*, *perreti*, *porosissima* and *uzungwensis*). Interestingly, this primitive carpus also is present in the orophilous species of *Phrynobatrachus* (fig. 3c) such as *P. versicolor*, *P. kreffti* (LAURENT, 1941), as well as *P. petropedetoides*, *P. dendrobates*, and the giant species *P. acutirostris*, *P. sulfureogularis* and *P. asper*. South African Phrynobatrachinae (*Natalobatrachus bonebergi*, *Arthro-*

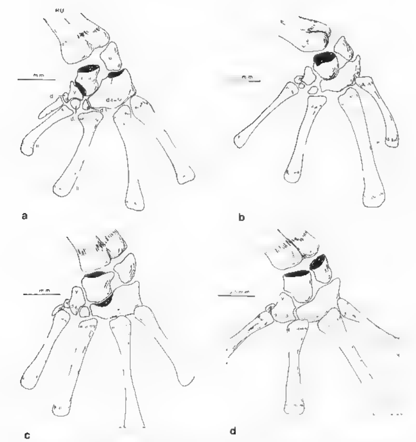


Fig. 1. – a: dorsal view of the carpus of *Hyperolius castaneus* (stage A); b: dorsal view of the carpus of *Cardioglossa cyaneospila* (stage A); c: dorsal view of the carpus of *Arthroleptis adolfifriederici* (stage B); d: dorsal view of the carpus of *Schoutedenella pyrrhoscelis* (stage C).

d2: distal carpal 2; d3: distal carpal 3; d4-5: external distal carpal 4 and 5 fused, believed by some authors to include a postaxial centrale; RU: radius and ulna; r: radial, u: ulnar; Y: Y element; II to V: metacarpals of fingers II, III, IV, and V.

leptella spp., *Cacosternum* spp., *Anhydrophryne rattrayi*) also have this carpal configuration. However, most *Phrynobatrachus* species have a highly derived carpus of only four elements (fig. 3d) in which the 2nd distal carpal and the Y element are fused with the external distal composite bone to form a single and large distal carpal. All lowland examined species of *Phrynobatrachus* are in this case as well as *Dimorphognathus africanus* from Cameroon.

Between the six-bone and the four-bone carpus, we of course can imagine an intermediate character state of five bones, in which only the 2nd distal carpal is incorporated into the external composite distal carpal, or else is fused with the Y element as in the arthroleptines. Such conditions might exist in some *Phrynobatrachus* species, but have not been observed so far. However, the arthroleptine configuration occurs in *Aubria subsigillata* (fig. 3b) ; moreover in a juvenile of this species, the cartilaginous carpus, the 3rd distal carpal is incompletely fused with the external composite bone.

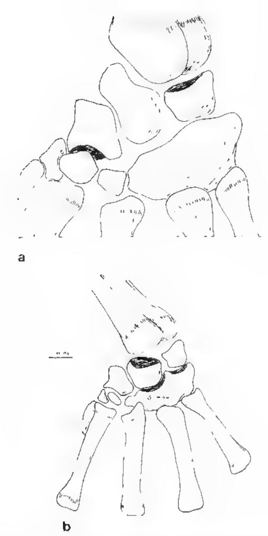


Fig. 2. – a: dorsal view of the carpus of *Scotobleps gabonicus*, without scale (stage A); b: dorsal view of the carpus of *Astylosternus diadematus* (stage D).

DISCUSSION

DREWES (1984) suggested that the primitive carpus of Hyperoliinae is actually a secondary condition owing to paedomorphosis, and therefore, a derived feature. His hypothesis

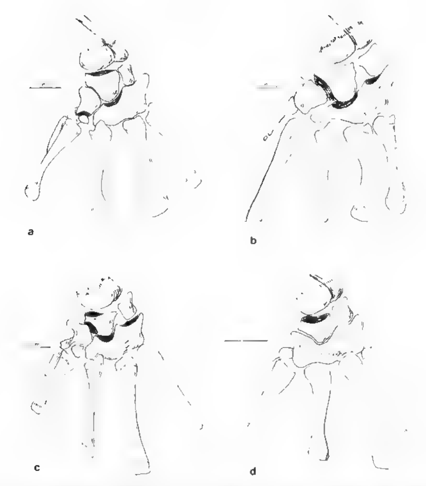


Fig 3. – a: dorsal view of the carpus of *Ptychadena chrysogaster* (stage D); b: dorsal view of the carpus of *Aubria subsigillata* (stage E); c: dorsal view of the carpus of *Phrynobatrachus versicolor* (stage D), d: dorsal view of the carpus of *Phrynobatrachus natalensis* (stage F).

is made more plausible by his claim that no ranid possesses a free 3rd distal carpal; however, this claim is not true, because DREWES considered the Astylosterninae and Arthroleptinae to be ranids. There is, however, some merit in DREWES' idea, in the sense that the carpal elements in the Hyperoliinae are only superficially calcified. In a tadpole (stage 43 of GOSNER, 1960) of *Afrixalus osorioi*, calcification is absent, but the structure otherwise is the same as in the adult. Because this arrangement also occurs in *Scotobleps, Trichobatrachus* and *Leptodactylodon*, no paedomorphic process is required to explain its occurrence in Hyperoliinae which supposedly derived from some Astylosterninae.

The apomorphic condition in the Astylosterninae subfamily is similar to the plesiomorphic configuration in ranids, in which the 3rd distal carpal is fused with the distal, external and composite carpal; however, the fusion is incomplete in *Astylosternus* and *Nycti-*

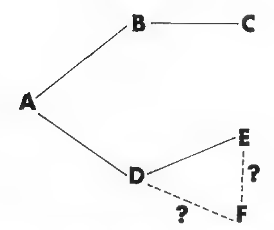


Fig. 4. – Evolution of the carpal stages in Ranoidea.

bates. This character state is widespread in anurans in general, e.g., Limnodynastinae, Bufonidae, Leptodactylidae, Hylidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888; ANDERSEN, 1978). A five-bone carpus can be derived from a six-bone carpus by fusion of the 2nd distal carpal with the 3rd to 5th distal carpals, or with the Y element. The latter condition occurs in *Aubria* among ranids, as well as in the *Leptodactylus* species of the *cavicola* group and in the Dendrobatidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888; ANDERSEN, 1978). The most apomorphic condition (4 bones) is characteristic of the lowland species of *Phrynobatrachus*, *Hemisus* (LAURENT, 1942) and some Microhylidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888).

An altogether distinct evolutionary line is represented by the arthroleptines in which the most plesiomorphic state is found in *Cardioglossa*. The first derived step consists of fusion of the 2nd distal carpal with the Y element (e.g., *Arthroleptis*), and in the final stage, the 3rd distal carpal joins this *internal* and composite carpal (e.g., *Schoutedenella*).

CONCLUSIONS

Six carpal character states exist among ranoid frogs (fig. 4). State A is the most plesiomorphic (7 bones): radiale, ulnare, Y element, 1st, 2nd, 3rd distal carpals, fused 4th and 5th distal carpals (*Trichobatrachus*, *Scotobleps*, *Leptodactylodon*, *Cardioglossa*, and all Hyperoliinae).

In state B derived from A, the 2nd distal carpal merges with the Y element (*Arthroleptis*). In state C derived from B, the 3rd distal carpal also merges with the Y element (*Schoutedenella*). In state D, derived from A, the 3rd distal carpal merges with the fused 4th and 5th distal carpals (*Rana*, *Conraua*, *Euphlyctis*, *Limnonectes*, *Ptychadena*, primitive *Phrynobatrachus* species, *Phrynodon*, *Arthroleptella*, *Cacosternum*, *Anhydrophryne*).

In state E derived from D, the 2nd distal carpal merges with the Y element (*Aubria*). In state F derived from D or E, the Y element and all distal carpals merge to form a larger distal carpal (advanced, lowland *Phrynobatrachus* species, *Dimorphognathus*, *Hemisus*).

Résumé

L'examen du carpe chez plusieurs espèces appartenant aux Astylosterninae, Hyperoliinae, Raninae et Phrynobatrachinae, confirme les hypothèses de Laurent (1951). Le carpe le plus plésiomorphe qui ait été observé parmi les Ranoidea est celui des Hyperoliinae, de quelques Astylosterninae et Arthroleptinae (*Cardioglossa*). A partir de cette structure, un premier clade se caractérise par la fusion du deuxième carpien distal avec l'élément Y préaxial: ce sont les Arthroleptinae. Dans l'autre clade, le troisième carpien distal s'incorpore au carpien distal externe, déjà composite (4ème + 5ème carpiens). Ce sont les Ranidae, mais une transformation similaire s'est parallèlement réalisée chez *Astylosternus* et *Nyctibates*.

Acknowledgements

We are grateful to J.-L. Perret (Muséum de Genève) for his kind loan of alizarine transparencies of several species from Cameroon P Alberch (Madrid) kindly revised our manuscript and drew our attention upon many shortcomings which we hope to have corrected.

Literature cited

Andersen, M.L., 1978 – *The comparative myology and osteology of the carpus and tarsus of selected anurans.* Lawrence, Kansas, Ph.D. Dissertation

Davies, M. & Martin, A A., 1987 – Redefinition of *Uperoleia talpa* Tyler, Davies & Martin, 1981 (Anura: Leptodactylidae: Myobatrachinae). *Trans. Roy. Soc South Australia,* **112** (2) . 87-89.

De Saint-Aubain, M L., 1981. – Amphibian limb ontogeny and its bearing on the phylogeny of the group. *Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch.,* **19** (3) : 175-194.

Drewes, R.C., 1984. – A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura): treefrogs of Africa, Madagascar, and the Seychelles Islands. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.,* **139** : 1-70.

Duellman, W.E. & Trueb, L., 1986. – *Biology of the Amphibians.* New York, McGraw Hill : i-xix + 1-670

Dugès, A., 1834. – *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens a leurs différents âges.* Paris.

Gosner, K.L., 1960. – A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica,* **16** : 183-190

Gregory, W K , Miner, R.W. & Noble, G.K., 1923. – The carpus of *Eryops* and the structure of the primitive chiropterygium. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.,* **48** : 279-288.

Howes, G.B. & Ridewood, W., 1888. On the carpus and tarsus of the anura. *Proc Zool. Soc. London,* **1888** : 141-180.

Jarosova, J , 1973. – The components of the carpus in *Palaeobatrachus* and their development in two related recent species. *Cas. Narodn. Muz ,* **142** : 89-106.

Laurent, R.F., 1940. – Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Ranides africains. Première note. *Rev. Zool. Bot. afr ,* **34** : 74-97.

----- 1941a. Contribution à l'ostéologie des Ranides africains. Deuxième note. *Rev Zool Bot. afr.,* **34** : 192-235.

----- 1941b. – Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Rhacophorides africains. *Rev. Zool. Bot. afr.,* **35** : 85-111.

----- 1942. Notes sur l'ostéologie de *Trichobatrachus robustus. Rev Zool Bot afr.,* **36** : 56-60.

----- 1951. – Sur la nécessité de supprimer la famille des Rhacophoridae mais de créer celle des Hyperoliidae. *Rev. Zool. Bot. afr.,* **45** : 116-122.

LAURENT, R.F. & FABREZI, M., 1985. – Le carpe des Arthroleptinae. *Alytes*, **4** (3) : 85-93.
LIEM, S.S., 1970. – The morphology, systematics, and evolution of the Old World Tree Frogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Field. Zool.*, 57 : 1-145.
SHUBIN, N. & ALBERCH, P., 1986. – A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. *Evol. Biol.*, **20** : 319-387.
----- in press. – The ontogeny, homology and phylogenetic diversity of the Amphibians limb. *Biol. Jour Linn. Soc.*
TRUEB, L., 1973. – Bones, frogs and evolution. *In*: J.L. VIAL (ed.), *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*. Columbia, Univ. Missouri Press : 65-132.
WASSERSUG, R., 1976. – A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Tech.*, **51** : 131-134.

Corresponding editor : Alain DUBOIS

APPENDIX

LIST OF SPECIMENS EXAMINED

Family ARTHROLEPTIDAE

Subfamily ASTYLOSTERNINAE

Astylosternus diadematus: FML 03215 (2 spécimens).
Leptodactylodon ventrimarmoratus. MHNG 1524/91 (1 spécimen), 1524/95 (1 specimen).
Nyctibates corrugatus: MHNG 1525/26 (1 spécimen).
Scotobleps gabonicus. MHNG 1524/73 (1 spécimen), MHNG 1524/78 (1 specimen)

Subfamily ARTHROLEPTINAE

Arthroleptis adolfifriederici: RFL 90c (3 spécimens).
Arthroleptis variabilis: RFL 143 (1 spécimen).
Cardioglossa cyaneospila: RFL 66a (2 spécimens).
Cardioglossa leucomystax: RFL 170 (2 spécimens).
Schoutedenella pyrrhoscelis: RFL 121 (4 spécimens).
Schoutedenella sylvatica: RFL 169b (2 spécimens), RFL 43b (2 spécimens).

Subfamily HYPEROLIINAE

Hyperolius castaneus: RFL 54c (9 spécimens).
Hyperolius viridiflavus karissimbiensis: FML 3947 (2 spécimens).
Hyperolius marmoratus argentovittis: RFL 101fg (2 spécimens).
Afrixalus laevis: RFL 16g (1 spécimen), RFL 92a (1 spécimen).
Afrixalus osorioi: RFL 4 (2 spécimens), RFL 74 (2 spécimens).
Afrixalus quadrivittatus: RFL 44b (2 spécimens).
Kassina senegalensis angeli: RFL 158g (1 spécimen).
Kassina senegalensis ruandae: RFL 273 (2 spécimens).
Phlyctimantis verrucosus: RFL 81b (3 spécimens), RFL 87 (3 spécimens).

Leptopelis brevirostris: MHNG 953/54 (1 spécimen), MHNG 548 (1 spécimen).
Leptopelis christyi: RFL 135 (4 spécimens), FML 3988 (1 spécimen), FML 3987 (1 spécimen).
Leptopelis kivuensis: FML 3989 (1 spécimen)

Family Ranidae

Subfamily Phrynobatrachinae

Dimorphognathus africanus: MHNG 1031/43 (1 spécimen), MHNG 1032/52 (1 spécimen).
Phrynobatrachus acutirostris: RFL C1 (2 spécimens).
Phrynobatrachus asper: RFL C18 (1 spécimen), RFL C5 (2 spécimens).
Phrynobatrachus dendrobates: RFL C10 (2 spécimens).
Phrynobatrachus natalensis: RFL 438 (2 spécimens).
Phrynobatrachus petropedetoides: RFL C6 (2 spécimens).
Phrynobatrachus sulfureogularis: RFL 346 (2 spécimens)
Phrynobatrachus versicolor: RFL 430 (2 spécimens).
Phrynodon sandersoni: MHNG 1560/40 (1 spécimen).

Subfamily Raninae

Aubria subsigillata: RFL 209 (2 spécimen), RFL 212 (1 spécimen).
Conraua crassipes: RFL 246 (2 spécimens).
Limnonectes occipitalis: RFL 348 (1 specimen)
Ptychadena aequiplicata: RFL 59 (1 spécimen).
Ptychadena christyi: RFL 76 (1 spécimen).
Ptychadena chrysogaster: RFL 141 (1 spécimen), RFL 143 (1 spécimen), FML 3947 (1 spécimen), FML 3949 (1 spécimen).
Ptychadena guibei: RFL 163 (1 spécimen), FML 3952 (1 spécimen), FML 3953 (1 spécimen)
Ptychadena mascareniensis bibroni: RFL C16 (2 spécimens).
Ptychadena mascareniensis mascareniensis: RFL 120 (2 spécimens), RFL 123 (1 spécimen), RFL 124 (1 spécimen), FML 3950 (2 spécimens).
Ptychadena perreti: RFL 72 (1 spécimen), RFL 99 (1 spécimen).
Ptychadena porosissima: RFL Cr1 (2 spécimens).
Ptychadena uzungwensis. RFL 157 (1 spécimen).
Rana albolabris: FML 3944 (5 spécimens).
Rana angolensis. FML 3992 (3 spécimens).

Alytes, 1989-1990, 8 (2): 51-60.

Description of a bufonid and two hylid tadpoles from western Ecuador

Roy W. McDiarmid * & Ronald Altig **

* Biological Survey,
U.S. Fish and Wildlife Service,
National Museum of Natural History,
Washington, D C. 20560, U.S.A

** Department of Biological Sciences,
P.O. Drawer GY,
Mississippi State University,
Mississippi State, Mississippi 39762, U.S A

The tadpoles of the frog species *Bufo haematiticus*, *Trachycephalus jordani*, and *Ololygon sugillata* are described from collections from Pichincha Province, Ecuador. Marked ontogenetic changes in coloration characterize postmetamorphic *Trachycephalus jordani*. An unusual structure (here called a labial arm) supports the third posterior tooth row in *Ololygon sugillata*; it is characteristic of the *rostrata* group of *Ololygon* (Hylidae) and the monotypic hylid *Scarthyla ostinodactyla*.

Introduction

During a study of the herpetofauna of Centro Cientifico Rio Palenque in western Ecuador, we gathered information on the life histories of amphibians at this lowland wet forest site. Among the samples are developmental series of three frog species with undescribed tadpoles: *Bufo haematiticus* Cope, 1892, *Trachycephalus jordani* (Stejneger & Test, 1891) and *Ololygon sugillata* (Duellman, 1973).

Methods and materials

All specimens were collected at the Centro Cientifico Rio Palenque, Provincia Pichincha, Ecuador in 1979 by Roy W. McDiarmid (National Museum of Natural History), Eugene W. Schupp and Bruce C. Jayne (University of South Florida), and Kenneth Miyata (Museum of Comparative Zoology). The science center, a field station better known as "Rio Palenque", is located 47 km south of Santo Domingo de los Colorados on the main road from Quito to Guayaquil. This lowland tropical wet forest is virtually an island in a sea of banana and oil palm plantations. Rainfall data from Puerto Ila, about 8 km north of the Rio Palenque station, suggest that the area receives approximately 2650 mm of annual precipitation (see discussion in Dodson & Gentry, 1978).

We collected eggs and larvae in the field, took eggs laid in plastic bags by pairs collected in amplexus in the field, and returned them to the station to be reared. Tadpoles were kept at room temperature in ambient light, in pond or rain water in small plastic containers, and fed TetraMin, a commercially available tropical fish food. Tadpoles also scraped algae growing on the sides of the containers. At periodic intervals we preserved samples in 10% buffered formalin to obtain a developmental series. Specimens are deposited in the collections of the National Museum of Natural History (USNM), Washington.

Descriptive terminology follows that of ALTIG (1970) and WASSERSUG (1980), and the staging system is that of GOSNER (1960). We define body terminus as the point at which an imaginary line connecting the apices of the tail myotomes intercepts the posterior part of the body. Eye diameter equals orbital diameter, not corneal diameter. Other measurements involving the eye, nares and spiracle are made to the centers of those structures. All measurements are in millimeters. Oral muscles were examined with polarized light.

DESCRIPTIONS

Bufo haematiticus Cope, 1862
(fig. 1A, 2A)

We collected unpigmented developing embryos in stage 20 on 8 March and reared some of these specimens through metamorphosis (USNM 285161-285172). A stage 37 specimen (USNM 285172) has the following measurements: 20.8 total length, 7.7 body length, 2.1 basal tail muscle height and width, 1.3 maximum dorsal and ventral fin heights located 6.8 from body terminus, 5.1 body width, 3.6 body height, 0.7 eye diameter, 0.3 pupil diameter, 3.2 interorbital distance, 0.4 × 0.2 narial diameters, 1.9 internarial distance, 0.9 snout - naris, 2.1 snout - eye, 5.6 snout - spiracle, 1.0 naris - eye, and 2.5 transverse oral disc diameter. Other major characteristics include: oral disc anteroventral, emarginate with wide anterior and posterior gaps in the uniserial marginal papillae; labial tooth row formula 2(2)/3; eyes dorsal; spiracle sinistral; vent medial; dorsal fin terminates near the tail - body junction; neuromasts not visible.

From above, the snout is subovoid; in profile it slopes gently and is subelliptical. The relatively large ovate nares face anterolaterally; a slight rim encircles most of their perimeters and a large papilla lies medially. The spiracle is situated laterally on the body and opens posteriorly through a round aperture. The lateral wall of the non-pigmented, free tube is slightly shorter than the medial one, which is ca. 0.4 mm long. The vent tube has all walls of similar length. Fins terminate in a rounded tip and are clear except at the anterior base of the dorsal fin.

Marginal papillae on the oral disc are small, and those on the most anterior and posterior margins are weakly developed. Submarginal papillae are lacking Labial teeth are small and weakly keratinized with a density of ca. 82/mm at the center of A-1. The sheath of the upper jaw is narrow and weakly keratinized, and the edge has a broad, medial shallow indentation. The lower jaw sheath is narrow and broadly V-shaped. Within the mouth two lingual papillae are widely spaced; the median ridge is absent.

The body is uniformly dark dorsally, although the pigment appears to reside deep in the skin layers. A central patch of diffuse pigment occurs on the throat; the belly skin is devoid of melanic pigment and the viscera are clearly visible.

A specimen in stage 20 (USNM 285161) that was collected and preserved on 8 March measures 7.1 total length. The embryo is unpigmented with a large U- shaped adhesive gland and has two, three-branched gills on each side and a large ovoid white yolk mass that measures 1.5 (22% of total length). Specimens (USNM 285162) preserved five days later are in stage 27 and measure 7.8. They are lightly pigmented except for the snout and dorsal half of the caudal musculature; yolk is obvious. Specimens (USNM 285164) preserved on 29 March (16 days later) are in stage 29 and measure 13.4; yolk is still obvious. A specimen (USNM 285166) preserved on 19 April (after another 21 days of development) is in stage 37. Metamorphs (USNM 285168-285171) preserved in May and July are in stage 46 and measure 9.7 snout-vent length (SVL). They are uniformly dark. Food was provided during development and apparently eaten by some tadpoles as evidenced by the reddish color from the TetraMin in their guts.

Early embryos of *Bufo haematiticus* were collected about midday on 8 March in a small still-water area adjacent to Lodo Creek. Male *B. haematiticus* are known to call along small forest streams in Costa Rica and Ecuador (McDiarmid, pers. observation). The tadpole of *Bufo haematiticus* is similar in most morphological features to tadpoles of most other species of *Bufo*. Development from a relatively large egg, the absence of pigment in the early embryos, and the persistence of yolk in the gut of stage 37 tadpoles are notable exceptions to the *Bufo* norm. Experiments by Crump (1989) showed that tadpoles of *Bufo periglenes* can develop through metamorphosis without feeding. Sibling individuals completed metamorphosis at the same time whether they were fed or not, but the fed individuals were larger. A large yolk supply that persists late in development suggests that a mode (development with facultative feeding) similar to that reported in *Bufo periglenes* also may be operating in *B. haematiticus*. We are tempted to suggest that other forest species of *Bufo* (e.g., some populations in the *typhonius* group) with large unpigmented eggs may have similar developmental modes.

Trachycephalus jordani (Stejneger & Test, 1891)
(fig. 1B, 2B)

We have larval specimens in stages 24 - 44 (USNM 285297-285307), recent metamorphs, juveniles and adults for study. A stage 34 specimen (USNM 285304) has the following measurements: 37.9 total length, 10.2 body length, 4 2 basal tail muscle height, 3.8 basal tail muscle width, 4.3 maximum dorsal fin height located 7.8 from body terminus, 3.4 maximum ventral fin height located 7.7 from body terminus, 8.0 body width and height, 1.0 eye diameter, 0.5 pupil diameter, 7.1 interorbital distance, 0.4 narial diameter, 4.6 internarial distance, 1.1 snout - naris, 3.1 snout - eye, 8.9 snout - spiracle, 2.3 naris - eye and 3.1 transverse oral disc diameter. Other major characteristics are: oral disc anteroventral, non-emarginate with biserial array of blunt marginal papillae with a wide anterior gap; labial tooth row formula 4(1-2, 4)/6(1); eyes lateral; spiracle sinistral; vent medial; dorsal fin terminates at the level of the spiracle; neuromasts faintly visible.

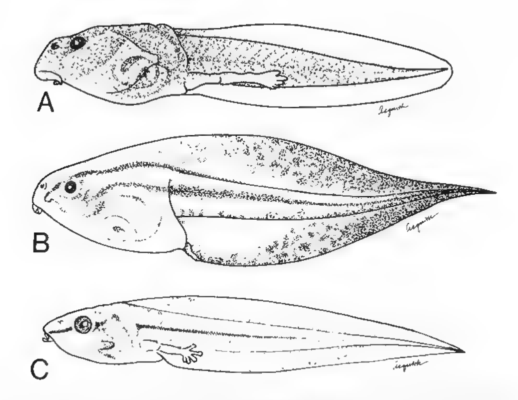


Fig. 1. – Lateral views of the tadpoles of (A) *Bufo haematiticus* (USNM 285172), (B) *Trachycephalus jordani* (USNM 285304), and (C) *Ololygon sugillata* (USNM 285287) from the Centro Científico Río Palenque, Pichincha Province, Ecuador.

The snout is semicircular from above and steeply slopes to a rounded tip in profile. The round nares face anterolaterally, are situated laterally on the margin of the dorsal silhouette, and lack ornamentation other than a weak, pigmented rim. The eyes are situated vertically and face laterally. The body is globular. The laterally placed spiracle has a lateral wall that terminates anterior to the origin of the very short medial wall. The clear spiracular tube extends posterodorsally. The ventral wall of the vent tube is shorter than the lateral walls and is heavily blotched with dark pigment. The high tail fins terminate in a prominent (5.5 mm) flagellum.

Marginal papillae on the oral disc (ca. 30/mm midventrally) have pigmented cores, and submarginal papillae occur in a small ventrolateral patch. The narrow, completely keratinized upper jaw sheath has a broadly arched edge with a straight median section and short serrations. The lower jaw sheath is narrow and broadly V-shaped. There are ca. 72 teeth/mm at the middle of A-3 and densities appear similar in other rows. Two simple lingual papillae stand next to each other in the mouth, and the medial ridge is hemispherical with small irregular papillae on its free margin.

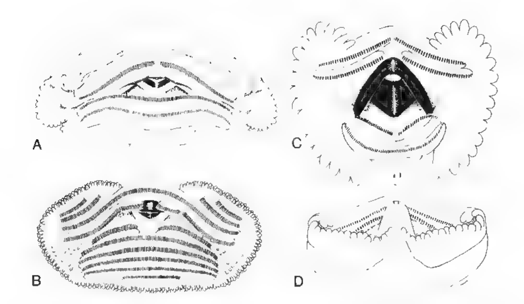


Fig 2. – Oral discs of (A) *Bufo haematiticus* (USNM 285172), (B) *Trachycephalus jordani* (USNM 285304) and open (C) and closed (D) oral discs of *Ololygon sugillata* (USNM 285287) from the Centro Cientifico Rio Palenque, Pichincha Province, Ecuador.

In smaller specimens, the fins are clear, and a prominent dark stripe divides the tail musculature into non-pigmented areas dorso- and ventrolaterally. During larval development prominent blotches gradually appear in both fins, become more intense, and fuse distally so that the distal third of the tail and the flagellum becomes dark brown to black in large individuals. Pigment in the ventral fin is concentrated at the basal margin. The light dorsolateral tail stripe of smaller tadpoles persists on larger specimens, while the lower light stripe is at least partially obliterated. Diffuse dark pigment on the dorsal surface of the tail musculature extends onto the body to the anterior margin of the brain. The body is lightly pigmented with uniformly arranged small melanophores. The dorsal wall of the nasal canal is darkly pigmented.

A live metamorph of *Trachycephalus jordani* at stage 44 found out of water on a grass blade was pale greenish yellow dorsally with a pair of irregularly-edged white dorsolateral stripes extending from above the eyes posteriorly to the base of the tail. The dorsal parts of the brain case and vertebrae were clearly visible through the skin. The tail was heavily flecked with irregular white spots (guanophores) that were the same color as the dorsolateral stripes.

Preserved metamorphs (USNM 285303) at stage 45 are ca. 17 SVL and have a uniformly light dorsum with a faint, light dorsolateral stripe and a wide, darker lateral stripe. By 20 and 23 SVL, small *Trachycephalus jordani* are brown laterally with light dorsolateral stripes extending from the tip of the snout to the groin; the middorsal area is slightly darker than the stripes. In frogs ca. 25 SVL the lateral margins of the dorsal color are darkened, better defining the dorsolateral stripes. Specimens at ca. 28 SVL have a lighter middorsal area and

a tan middorsal stripe bordered by narrow brown stripes. These narrow stripes delimit light dorsolateral stripes that are bounded laterally by a broad, dark brown lateral stripe. Ventrolaterally and ventrally the frogs are pale tan. This striped dorsum is obvious in metamorphs up to 33 SVL Adult *T jordani* greater than 60 SVL are uniform brown with no indication of stripes. External evidence of the co-ossified skin and skull that eventually results in the peculiar casque head characteristic of the species begins to appear in metamorphs at ca. 26 SVL.

The tadpoles were collected from a large temporary pond located in an oil palm and banana plantation near the entrance to the station. Eggs with a black animal pole were found in a surface film at 16.00 h on 9 February. Tadpoles (USNM 285297) reared in the laboratory from these eggs had reached stages 21 and 22 by 01.00 h on 11 February when some were preserved. At 5.6 total length they have paired adhesive glands and large filamentous gills. Tadpoles (USNM 285298) preserved 28 h later measure 7 6 – 8.8 and are at stages 24 and 25. They are darker and have obvious adhesive glands, keratinized jaw sheaths, and two anterior and two posterior rows of labial teeth. Their body and base of the caudal musculature are pigmented. A larva (USNM 285299) preserved on 28 February from the lab-reared series measures 29 total length at stage 28. Three anterior and five posterior tooth rows are present in this specimen. Most of the larvae (USNM 285300) from a field sample collected from the pond on 23 February are in stages 27 - 32. Another collection (USNM 285301) made on 26 February contains a specimen at stage 33. Specimens (USNM 285302) collected from the pond one day later (27 February) are in stages 36 - 44 and are beginning to show the juvenile color pattern. Most specimens (USNM 285303) taken at the pond on 2 March are in stages 44 and 45. Samples of tadpoles (USNM 285305-285307) from a second cohort include specimens in stage 25 (10 March) and stage 27 (3 days later).

A medial gap in the distal labial tooth row(s) on the anterior labium is a character that *Trachycephalus jordani* tadpoles share only with *Phrynohyas venulosa* (Duellman, 1970) and *Osteocephalus taurinus* (Duellman & Lescure, 1973). Duellman (pers. comm.) and a reviewer of this manuscript have questioned the correct identification of the specimens from French Guiana described as *O. taurinus*. We continue to refer to them as *O. taurinus* pending further study. The occurrence of a hylid tadpole with a 4/6 labial tooth row formula in a pond habitat is unusual. At this time we are unable to offer an explanation for this high labial tooth row configuration.

Ololygon sugillata (Duellman, 1973)
(fig. 1C, 2C, 2D)

We have specimens in stages 8 - 44 (USNM 285280-285288) available for study. A stage 37 individual (USNM 285287) has the following measurements: 35.4 total length, 9.5 body length, 4.5 basal tail muscle height, 4.4 basal tail muscle width, 2.3 maximum dorsal fin height located 13.8 from body terminus, 3 4 maximum ventral fin height located 7.7 from body terminus, 6.1 body width, 6.4 body height, 1.8 eye diameter, 0.7 pupil diameter, 7.1 interorbital distance, 0.4 narial diameter, 4 2 internarial distance, 2.0 snout - naris, 4.0 snout - eye, 7.1 snout - spiracle, 2.1 naris - eye and 2.0 transverse oral disc diameter. Other major characteristics are: oral disc almost terminal with wide dorsal and ventral gaps in the uniserial

marginal papillae; labial tooth row formula 2(1-2)/3(1); eyes lateral; spiracle sinistral; vent dextral; dorsal fin terminates at tail-body junction; neuromasts not visible in intact specimens under incident light.

The nearly circular (cross-section) body and rather elongate snout coupled with a low dorsal fin give the tadpole of *Ololygon sugillata* an overall streamlined appearance. The slight rim of the circular nares is indistinctly crenulate. Pigmentation lining the medially curved nasal canals makes them obvious through the lightly pigmented skin. The large, vertically-aligned eyes are visible from below. The lateral spiracle tube is unpigmented with an oval aperture facing posterodorsally; the lateral wall is shorter than the short medial wall by approximately one-half of the aperture diameter. The small vent aperture opens above and is separate from the margin of the ventral fin. The tail tapers uniformly to a narrow point. The rectus abdominis muscles are well developed beneath the posterior third of the gut, and the gut spiral is narrower than in most tadpoles.

The oral disc is roughly circular with similar wide gaps in both the dorsal and ventral marginal papillae and lacks submarginal papillae. Tooth density is ca. 41/mm at the center of A-1; only 2 - 6 labial teeth occur in row P-3. A notable gradation toward smaller, more closely spaced teeth appears in the lateral sections of each row. Row A-1 is broken medially by a narrow cleft that allows the two halves of the row to overlap slightly when not in use. The wide upper jaw sheath forms a V-shaped arch with ca. 30 serrations/mm; the wide lower jaw sheath forms a broad U-shaped arch. No lingual papillae occur on the transversely oval tongue anlage, and the median ridge is roughly triangular with a frayed distal edge.

A peculiar structure supports the posterior tooth row in *O. sugillata*. The central part of the lower labium is modified as an "arm" rooted within a prominent depression immediately behind the oral disc. The arm is partially free from the oral disc proper, supports P-3, extends beyond the margin of the lower labium, and divides the ventral marginal papillae medially (fig. 2C). In preserved specimens and presumably in live specimens when they are not feeding, the oral disc is folded or closed (fig. 2D) in a configuration typically attained at the end of a feeding stroke. With the disc closed, row P-3, which is positioned at the end of the labial arm, lies anterior to A-1, and row P-2 rests between A-1 and A-2.

The labial arm and its musculature extend deeply beneath the intermandibularis, which lies at the anterior margin of the depression behind the oral disc. Gradwell (1968, 1972) and Starrett (1973) noted the presence of the mandibulolabialis in the lower labium of tadpoles, but Starrett (1973) incorrectly located the origin of this muscle on the infrarostral cartilage. Our observations and those of Gradwell (1968, 1972) indicate that the origin is on the ventrolateral base of Meckel's cartilage. The muscle inserts near the tooth ridges and near the bases of the marginal papillae of the lower labium. We call this muscle the mandibulolabialis inferior. The similar m. superior serves the tooth rows on the upper labium. Weber (1898) seems to be the only author to recognize the mandibulolabialis superior in tadpoles.

In *O. sugillata* the m. inferior extends anteriorly and divides into lateral and medial branches. Approximately 6 to 8 fibers of the lateral branch terminate within the tooth ridge of P-1 and 4 to 5 continue to P-2. Approximately 10 fibers insert near the bases of the marginal papillae lateral to the ends of the lower tooth rows. The medial branch passes anteriorly along the ventral side of Meckel's cartilage and then medially at the point where the infrarostral cartilage articulates with Meckel's cartilage to enter the root of the labial arm. This closely-

packed array of approximately 10 to 12 fibers extends nearly to the tip of the arm.

The m. superior extends anteriorly and then dorsally as a narrow band. Near the lateral tips of A-2 the band expands into a tight fan about 0.2 wide. The distal portions of all fibers (ca. 10) in this fan-shaped array bend medially slightly beyond A-2 but do not approach A-1. The more medial of these fibers arc sharply mediad and extend just in front of A-2 to terminate at the medial break in this tooth row. The actions and function of the labial arm of this lentic tadpole are not known. The massive musculature of the arm suggests powerful movements that seem to be contradicted by the small number of teeth at the tip of the arm.

The dorsum, fins and tail musculature are evenly blotched with dark pigment. A dark stripe of subdermal pigment extends from the eye to the oral disc. Dense pigment covers the dorsum of the brain. A darkly pigmented vessel is aligned with the apices of the caudal myotomes. The venter is clear and the gut is obvious.

Adults of *Ololygon sugillata* were breeding in February and March in the large pond in the oil palm and banana plantation along the entrance road to the station. The other species that DUELLMAN (1973) reported from the site were breeding at the same time. A pair (USNM 285277-285278) collected at 22.00 h on 2 March laid eggs in a plastic bag. We preserved some of these eggs at 09.00 h on 5 March.

An egg at stage 8 (USNM 285280) has a vitellus diameter of 1.3 and a total diameter of 1.6. The dorsal third of the egg is darkly pigmented and one membrane is visible outside the vitelline membrane. A specimen (USNM 285281) raised from these eggs and preserved on 8 March measures 7 2 and is at stage 20. Circular adhesive glands lie ventrolateral to the stomadeum and the yolk mass measures ca. 3.3 long. Two gills on each side have three to five, long (0.4 mm) filiform fimbrae. A stage 25 specimen (USNM 285282) preserved 5 days later (13 March) measures 10.3 and has large (0.3 mm) unpigmented remnants of adhesive glands lateral to the oral disc. The P-3 "arm" with 3 labial teeth appears as a small tubercle on the posterior face of the P-2 tooth ridge. Marginal papillae are well separated from the P-3 arm. A metamorph at stage 44 (USNM 285288) measures 11.1 SVL.

Tadpoles of three (*Ololygon boulengeri*, *garbei*, and *rostrata*) of the seven species placed in the *rostrata* group by DUELLMAN (1972) have been described. *O. boulengeri* (DUELLMAN, 1970; SAVAGE & VILLA, 1986) and *O. garbei* (DUELLMAN, 1978) have the same labial arm configuration as we describe for *O. sugillata*. SAVAGE & VILLA (1986 : 95) described the situation in *O boulengeri* as the "...short lowermost denticle row mounted on a vertically movable extension ...". However, the tadpole that DUELLMAN (1970, fig. 72) associated with *O. rostrata* lacks the prominent labial arm of other members of the *rostrata* group, and has an oral disc similar to species currently placed in the *rubra* group of the genus *Ololygon*. The nature of this structure and its apparent occurrence only in frogs of the *rostrata* group is so striking, that we suspect that the tadpole described as *O. rostrata* from Panama is not of that species. The presence of this peculiar arm in the tadpole of *Scarthyla ostinodactyla* (DUELLMAN & DE SA, 1988) suggests that this monotypic genus may be more closely related to members of the *rostrata* group of *Ololygon* than to other hylid frogs.

Resumen

Se describe los renacuajos de *Bufo haematiticus*, *Trachycephalus jordani*, y *Ololygon sugillata* a base de especimenes de la Provincia de Pichincha, Ecuador. Se encuentra en *Ololygon sugillata* el "brazo labial", una estructura rara que apoya la tercera fila posterior de dientes. Esta estructura es caracteristica del grupo *rostrata* de *Ololygon* (Hylidae) y de la hylid monotipica *Scarthyla ostinodactyla*.

Acknowledgements

Gene Schupp, Bruce Jayne, and the late Ken Miyata accompanied McDiarmid in the field in Ecuador. Our stay at Rio Palenque was most enjoyable because of the efforts of Cal Dodson. Anna Asquith prepared the line drawings. Maureen Donnelly and Jay Savage (CRE specimens, University of Miami), and Alan Jaslow (Rhodes University) loaned larvae of additional species of *Ololygon*. Ron Heyer and Robert Inger commented on a draft of this manuscript. To these friends and associates we extend our thanks.

Literature cited

Altig, R., 1970. – A key to the tadpoles of the continental United States and Canada. *Herpetologica*, **26** : 180-207.

Cope, E.D., 1862. – On some new and little known American Anura. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, **14** : 151-159.

Crump, M.L., 1989. – Life history consequences of feeding versus non-feeding in a facultatively non-feeding toad larva. *Oecologia*, **78** : 486-489.

Dodson, C.H. & Gentry, A.H., 1978. – Flora of the Rio Palenque Science Center. *Selbyana*, **4** (1-6) : i-xxx, 1-628.

Duellman, W.E., 1970. – The hylid frogs of Middle America. *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monogr.*, **1** : 1-753.

----- 1972. – South American frogs of the *Hyla rostrata* group (Amphibia, Anura, Hylidae). *Zool. Mededelingen*, **47** : 177-192.

----- 1973. – Descriptions of new hylid frogs from Colombia and Ecuador. *Herpetologica*, **29** : 219-227.

----- 1978. – The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Misc. Publ.*, **65** : 1-352.

Duellman, W.E. & de Sa, R., 1988. – A new genus and species of South American hylid frog with a highly modified tadpole. *Trop. Zool.*, **1** : 117-136.

Duellman, W.E. & Lescure, J., 1973. – Life history and ecology of the hylid frog *Osteocephalus taurinus*, with observations on larval behavior. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **13** : 1-12.

Gosner, K.L., 1960. – A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16** : 183-190.

Gradwell, N., 1968. – The jaw and hyoidean mechanism of the bullfrog tadpole during aqueous ventilation. *Canadian J. Zool.*, **46** : 1041-1052.

----- 1972. – Gill irrigation in *Rana catesbeiana*. Part II. On the musculoskeletal mechanism. *Canadian J. Zool.*, **50** : 501-521.

Savage, J.M. & Villa R., J., 1986. – Introduction to the herpetofauna of Costa Rica. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology*, **3** : i-vii + 1-207.

STARRETT, P.H., 1973. – Evolutionary patterns in larval morphology. *In*: J.L. VIAL (ed.), *Evolutionary biology of the anurans*, Columbia, Univ. Missouri Press : 251-271.

STEJNEGER, L. & TEST, F.C., 1891. – Description of a new genus and species of tailless batrachian from tropical America. *Proc. U.S. National Mus.*, **14** (847) : 167-169.

WASSERSUG, R., 1980. – Internal oral features of larvae from eight anuran families: functional, systematic, evolutionary, and ecological considerations. *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Misc. Publ.*, **68** : 1-146.

WEBER, M. 1898. – Ueber auffallende ecaudaten-larven von Tjibodas (Java). *Ann. Jardin Bot. Buitenzorg*, **2** : 5-10.

Corresponding editor: Dianne B. SEALE.





International Journal of Batrachology
published by the ISSCA

GUIDE FOR AUTHORS

Alytes publishes original papers in English, French or Spanish, dealing with Amphibians. Beside papers reporting results of original research, consideration will be given for publication to review articles, comments and replies.

The title should be followed by the name(s) and address(es) of the author(s). The text should be organised as follows : English abstract, introduction, method, results, discussion, conclusion, French or Spanish abstract, acknowledgements, literature cited.

Figures and tables should be mentioned in the text as follows : fig. 4 or Table IV. Figures should not exceed 16 × 24 cm. The size of the lettering should ensure its legibility after reduction. The legends of figures and tables should be assembled on a separate sheet. Each figure should be numbered using a pencil.

References in the text are to be written in capital letters (SOMEONE, 1989 ; EVERYBODY et al., 1980 ; SO & SO, 1987). References in the literature cited section should be presented as follows:

– when in a periodical :

KALEZIĆ, M.L., DŽUKIĆ, G., CRNOBRNJA, J. & TVRTKOVIĆ, N., 1987. – On the *Triturus vulgaris schreiberi* problem : electrophoretic data. *Alytes*, **6** : 18-22.

– when in a multi-authors book :

GARCIA-PARIS, M. & MARTIN, C., 1986. – Amphibians of the Sierra del Guadarrama (1800-2430 m altitude). *In* : Z. ROČEK (ed.), *Studies in herpetology*, Prague, Charles University Press : 135-138.

– when a book :

BOULENGER, G.A., 1882. – *Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the collection of the British Museum.* London, Taylor & Francis : i-xvi + 1-503, pl. I-XXX.

Manuscripts should be submitted *in triplicate* to Alain DUBOIS (address above) if dealing with amphibian systematics, biogeography, evolution, genetics or developmental biology, or to Pierre JOLY (address above) if dealing with amphibian ecology, ethology, life history or physiology.

Acceptance for publication will be decided by the editors following review by at least two referees.

No page charges are requested from the author(s), but the publication of color photographs is charged. For each published paper, 25 free reprints are offered by *Alytes* to the author(s). Additional reprints may be purchased by multiples of 25.





Published with the support of
the Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France)
and of the Société Batrachologique de France.

Directeur de la Publication : Alain DUBOIS.

Numéro de Commission Paritaire : 64851.

Alytes, 1989-1990, 8 (2): 25-60.

Contents

Imprimerie Fotek, St.-Niklaas, Belgique.
Dépôt légal: 4ème trimestre 1990.